Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Die Sexualitätsverhältnisse und die Rassen der Kaiserkrone (*Fritillaria imperialis* L.)

Von

Emil Heinricher

Korr. Mitglied d. Akad. d. Wiss.

(Mit 1 Tafel und 1 Textfigur)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. November 1928)

Als ich im Jahre 1889 die Leitung des Botanischen Gartens zu Innsbruck übernahm, war dort eine Scheibe mit *Fritillaria imperialis* vorhanden, deren Blüten Verkümmerungserscheinungen verschiedenen Grades zeigten. Wie mir der damalige Obergärtner Franz Bilek mitteilte, interessierte sich schon mein Vorgänger Prof. Peyritsch für die Bildungsabweichungen und soll nach einem Pilz als Veranlasser gesucht haben. Auch ich habe zunächst in gleicher Richtung, jedoch völlig erfolglos, die Zwiebeln und die oberirdischen Organe untersucht, kam dann im Laufe der Jahre zu der später zu gebenden, wie ich meine, richtigen Deutung.

Die Erscheinungen blieben im wesentlichen konstant durch alle Jahre. Als ich im Innsbrucker Garten die »pflanzenbiologischen Gruppen« schuf,[1] wurde die *Fritillaria* in der Abteilung »Bildungsabweichungen« eingereiht. Gegen Ende der Kriegsjahre wurde sie durch Mäusefraß vernichtet, was auch andere Zwiebelpflanzen, so auch die von mir gezogenen Bastarde zwischen *Lilium* sp. *(tigrinum)* und *L. croceum*[2] und weiters ihre F_2-Generation betraf.

Die gleichen Blütenanomalien sind bei *Fritillaria imperialis* jedenfalls häufig und in der Literatur mehrfach erwähnt. So nach Penzig[3] von Schlechtendal in: *Linnaea*, V 1830, p. 492, von G. Fresenius (Mus. Senckenberg, II, p. 45), von M. E. Murtfeldt (in Bot. Gazette, 1889, p. 18), von Alex. Braun (Sitzungsber. d. Ges. d. naturforschenden Freunde in Berlin, 1869, von X. Gillot in Bull. Soc. Bot. Franç., 1892.[4] Die Abweichungen in der Ausgestaltung

[1] E. Heinricher, Über pflanzenbiologische Gruppen (Botan. Zentralbl., Bd. LXVI, 1896).

[2] »Untersuchungen über *Lilium bulbiferum* L., *Lilium croceum* Chaix und den gezüchteten Bastard *Lilium* sp. ♀ × *Lilium croceum* Chaix« (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. CXXIII, 1914).

[3] Penzig, »Pflanzenteratologie« (2. Aufl., Berlin 1922, Bd. III. p. 380).

[4] Die Einsicht in die Mitteilungen von Schlechtendal, Fresenius, Alex. Braun, Murtfeldt und X. Gillot war mir nicht möglich, doch findet sich auch in M. T. Master's »Pflanzenteratologie« (Deutsche Übertragung durch Udo Dammer, Leipzig 1886) auf p. 520 folgende Charakterisierung der Blütenanomalien,

der Blüten werden durch Penzig kurz in folgender Weise gut resumierend charakterisiert: »Die Blüten zeigen oft eine eigentümliche Reduktion; in sonst normalen, üppigen Exemplaren haben sie das Perianth zu kleinen schmalen Lappen verkümmert, während die Sexualorgane oder wenigstens die Stamina normale Struktur zeigen. Ja das Perianth kann bisweilen vollständig unterdrückt sein (Murtfeldt).«

Diese im allgemeinen zutreffende Kennzeichung will ich im folgenden nach eigenen Beobachtungen einigermaßen ergänzen. Illustrationen in der Sache sind mir nicht bekannt, und deshalb bringe ich auf der beigegebenen Tafel zwei photographische Aufnahmen, die 1900 von Dr. Ad. Wagner gemacht wurden.

Die in Fig. 1 dargestellte Infloreszenz kann als typisch die Verhältnisse aufweisend bezeichnet werden. Sie zeigt zwei sehr stark reduzierte Blüten und eine annähernd an das normale Aussehen gemahnende.[1] Die Reduktion betrifft vor allem das Perianth und das Gynaeceum, und zwar dieses in sehr wechselnden Grenzen, während das Androeceum wenig beeinflußt scheint. In den extremen Fällen ist das Perigon durch weiße dünne Blättchen vertreten, mit einer Länge von unter oder bis 1 *cm*, wobei sie von den weit vorstehenden Antheren doppelt an Länge übertroffen sein können. Fälle, wo nach Murtfeldt das Perianth gänzlich mangelt, sah ich nicht. Es könnte bei rudimentärer Ausbildung auch frühzeitig zur Abgliederung kommen und so das Fehlen vorgetäuscht werden. Solche Blüten mit stärkster Verkümmerung zeigt unser Bild linksseitig. Auf einer nächsten Stufe kann das Perianth auch einen rötlichen Anflug aufweisen.

Das Gynaeceum in derartigen Blüten ist stets nur sehr rudimentär, die Stamina hingegen sind allem nach vollkommen ausgebildet und kommen meist zum Stäuben. Auf weiterer Stufe wird das Perianth größer, normal in der Färbung, besitzt basal auch die Honigdrüsen ausgebildet, wie die im Längsschnitt dargestellte Blüte in Fig. 2 zeigt; doch, wie ebenfalls ersichtlich, ist das Gynaeceum nur kümmerlich geblieben. Während solche Blüten noch in der Größe rückständig sind, werden sie weiterhin normalen in jeder Beziehung immer ähnlicher und können für solche angesprochen werden. Allein, wie die jahrelange Erfahrung gelehrt hat, bleibt das Gynaeceum immer auf funktionsunfähiger Stufe, in den Samenanlagen kommt es nicht bis zur Differenzierung der Eizelle, eine Frucht auf solchen Pflanzen nie zur Ausbildung. Ich notierte z. B.

---

die weitgehend mit der von Penzig übereinstimmt: »Schlechtendal erwähnt eine Blüte von *Fritillaria imperialis*, bei der die Perigonblätter relativ sehr klein und ohne Nektarium waren, während die Stamina ihre normale Größe hatten. Fresenius erwähnt ein ähnliches Vorkommen an derselben Pflanze.«

[1] Noch liegt mir auch die photographische Aufnahme einer Pflanze vor, der besser entwickelte Blüten gänzlich fehlen und nur eine einzige, in der Art verkümmerte, wie sie Fig. 1 links zeigt, vorhanden ist. Ein Übergangsglied zu den stets in Mehrheit vorhandenen Pflanzen, die keine Blüten hatten.

1897 über eine Infloreszenz, daß sie neben zwei verkümmerten Blüten (vom Habitus der links in Fig. 1 abgebildeten) sechs normale Blüten besäße. Normal erschienen sie nur bei oberflächlicher Betrachtung, denn das Gynaeceum erreichte nie vollkommene Ausbildung. Bei letzterer überragen die Narben stets die Antheren, bei den scheinbar normalen bleiben sie ± tief zwischen den Antheren stecken.[1] Die Fruchtknoten hingegen gleichen normalen völlig.

Die Fruchtknoten solcher äußerlich normaler Blüten wurden bei unseren botanischen Übungen vielfach geschnitten, sie gaben

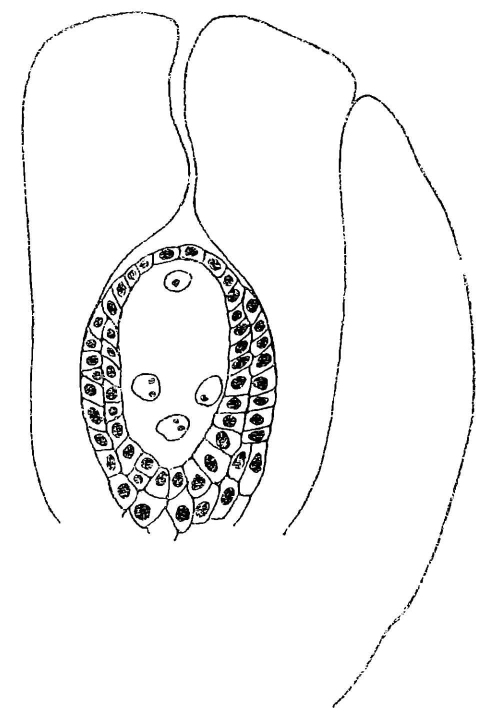


Fig. 1. Samenknospe im Längsschnitt; der Nucellus mit dem vierkernigen Embryosack, Integumente angedeutet.

ein vortreffliches Material für Zellkernteilungen, sowohl in den Fruchtwandungen und den Integumenten der Samenknospen, als auch im Embryosack selbst und weiters für die Ausbildung der Samenknospen. Man erhält eventuell am gleichen Fruchtknoten von unten nach oben verschiedene Stadien in Reihenfolge. Unten, also im jüngsten Teil, eventuell den jungen Embryosack mit dem

---

[1] Diese Erscheinungen führten dazu, von Heterostylie bei *F. imperialis* zu sprechen. So findet sich in der Österr. Botan. Zeitschr. (35. Jahrgang, 1885, p. 12) ein Artikel von V. Borbás »Teratologisches«. Er behandelt »1. Heterostylie bei der Kaiserkrone und *Lilium bulbiferum*«. In beiden Fällen liegen nur Hemmungsbildungen, die das Gynaeceum betrafen, vor.

primären Embryosackkern, dann seine Teilung und den zweikernigen Zustand und wieder die Teilung der zwei Kerne und den darauffolgenden vierkernigen Embryosack. Diesen sehr häufigen Fall illustriert die Textfigur. Während der Verlauf des Entwicklungsganges bisher allem nach ein vollkommen normaler war, tritt hier aber eine Hemmung ein; die Teilung der vier Tochterkerne wurde nie gesehen, ein achtkerniger Zustand und die Differenzierung von Eiapparat und Antipoden unterbleibt und so erklärlicherweise auch die Ausbildung einer Frucht.[1]

Der Verfolg dieser Verhältnisse im Zusammenhang mit inzwischen in der Literatur bekanntgewordenen Ermittlungen und Tatsachen, vor allem nach der Veröffentlichung von Lindemuth's[2] Versuchsergebnissen mit *Lachenalia luteola* Jacq. und *Lilium candidum*, führte mich zur Auffassung, daß wir in diesen Verkümmerungserscheinungen in den Blüten von *Fritillaria imperialis* den Ausdruck eines Kampfes zwischen vegetativer und sexueller Fortpflanzung erblicken müssen. Es handelt sich um verschiedene Rassen, die in dieser Richtung von *Fritillaria imperialis* jedenfalls vorhanden sind. Bei den Pflanzen mit den besprochenen Reduktionserscheinungen an und in den Blüten ist ein Obsiegen der vegetativen Fortpflanzung durch Zwiebelbrut über die sexuelle zustande gekommen; wie in den von Lindemuth behandelten Fällen findet eine Abwanderung der Assimilate, bevorzugt nach der Zwiebel, statt, der Blütensproß ist im Nachteil. Tatsächlich ist die Produktion von Tochterpflanzen seitens der Mutterzwiebel eine beträchtliche.[3]

Die Anschauung, daß zwischen vegetativer und sexueller Fortpflanzung korrelative Beziehungen herrschen, ist ja eine ziemlich allgemein vertretene. So äußert sich Werth[4] »Die reichliche vegetative Vermehrung ist phylogenetisch sicher nicht ohne Wirkung auf die Blüte geblieben und hat die Abschwächung der Sexualität gesteigert.« Bezüglich der *Cardamine bulbifera* sagt Schwarzenbach[5]: »Hemmung der Fertilität und Bulbillenbildung sind bei *Cardamine bulbifera* als Korrelationserscheinungen zu betrachten« und E. Lowig in der Abhandlung »Beiträge zu Sterilitätsfragen« (Flora, 23. Bd., 1928) sagt p. 70: »Ziehen wir das Fazit des Kapitels »Vegetatives Wachstum und Sexualität«, so können wir feststellen, daß die Ursachen der Unterdrückung der Sexualität die verschiedensten sein können und daß in der überwiegenden Mehr-

---

[1] Ich besitze die ganze Serie von Entwicklungszuständen bis gebenen Grenzpunkt in schönen Präparaten.

[2] »Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten« (Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XIV, 1896).

[3] Z. B. 1897 wurden 26 Triebe gezählt, nur einer aber hatte Blüten. Über diesen habe ich noch später zu berichten.

[4] Werth E., Zum Verständnis des Bestäubungsmechanismus der Kartoffelblüte (Angew. Bot., 6. Bd., 1924; Referat Biol. Zentralbl., neue Folge Bd. V, p. 31).

[5] Schwarzenbach Fr., Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (Flora, Bd. 115 [15], 1922).

zahl der bis heute bekannten Fälle sexuelle Fortpflanzung und üppiges vegetatives Wachstum als gegensinnige Korrelationserscheinungen zu betrachten sind.« Als hiehergehöriges Beispiel reiht sich nun auch die Rasse von *Fritillaria imperialis* mit den besprochenen Verkümmerungserscheinungen in den Blüten an.

Die Verbreitung der *Fritillaria-imperialis*-Rasse mit sterilen Blüten dürfte eine ziemlich große sein und mag, wenn die Verkümmerung nicht auch das Perianth erfaßt, leicht übersehen werden. Dem ist vielleicht zum Teil auch zuzuschreiben, daß meinen Erfahrungen nach in den Tauschlisten der botanischen Gärten Samen verhältnismäßig selten angeboten erscheinen.[1] Anderseits ist aber auch das Vorhandensein einer vollkommen fertilen Rasse der *Fritillaria imperialis* sicher, wobei aber als Folge von, wie berichtet werden wird, versagender Autogamie und Geitonogamie und nur wirksamer Xenogamie, gleichfalls eine Beschränkung im Fruchten Platz greift und so noch weitere Momente das seltenere Auftreten von Fruchtkapseln mitbedingen.

Obschon meine Versuche mit der fertilen Rasse nicht zahlreich sind, glaube ich sie doch anführen zu sollen; ihre Ergebnisse scheinen völlig klar und sicher zu sein.

Zunächst wäre hervorzuheben, daß von *Fritillaria imperialis* auch Parthenokarpie erwähnt wird. Bei Penzig heißt es a. a. O.: »Parthenokarpie ist schon seit langer Zeit für die ,Kaiserkrone' bekannt« Die Angabe geht auf C. F. Gärtner[2] zurück. Auf p. 562 heißt es dort: »Öfters haben wir es (das Fruchtungsvermögen, so nennt G. die Parthenokarpie) an Gewächsen beobachtet, welche ein ausgezeichnetes Wurzelungsvermögen besitzen, wie bei *Potentilla reptans* und mehreren Liliaceen, z. B. *Lilium Martagon* und *fulgidum*, *Fritillaria Corona imperialis*, *Sisyrinchium anceps*, *Gladiolus communis* und den Orchideen.« Genauere Angaben zum Beleg für die Parthenokarpie fehlen aber gänzlich, so daß die Sache doch einigermaßen fraglich erscheint. Wenn Tischler[3] an der Parthenokarpie selbst auch nicht zu zweifeln scheint, so weist er p. 67 doch darauf hin, daß das Verhalten der Samenanlagen bei den von Gärtner erwähnten Monokotylen ganz ungenügend bekannt ist und resumiert p. 71 dahin: »Die Frage ist aber hier noch nirgends cytologisch untersucht, ob Ooapogamie tatsächlich ausgeschlossen ist«.

Zuversichtlicher urteilt Hans Winkler,[4] der bekanntlich zwischen vegetativer und stimulativer Parthenokarpie unterscheidet.

---

1 1924 waren solche in den Katalogen von Bukarest, Delft und Groningen ausgewiesen.

2 »Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen« (Stuttgart, 1844).

3 »Über Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen angiospermen Früchten« (Jahrb. f. wiss. Bot., CII, 1912).

4 »Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich« (Progressus Rei Botanicae, Bd. II).

Auf p. 394 sagt er: »Die bisher vorliegenden Tatsachen lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß vegetative Parthenokarpie verhältnismäßig seltener ist als stimulative. Doch liegen über die Befähigung zu vegetativ parthenokarper Fruchtbildung schon von Gärtner Angaben vor, an deren Zuverlässigkeit nicht zu zweifeln ist.«[1]

Mit Rücksicht auf die Angaben über Parthenokarpie hatte ich einige Bedenken gegen die 1924 aus Bukarest erhaltenen Samen und wurden deshalb (50 Stück) über meine Bitte von Herrn Dr. Cartellieri einer Prüfung unterzogen. Es ergab sich, daß ihr Gewicht einigermaßen schwankte, im allgemeinen aber im Mittel 0 02 *g* betrug. Sie besaßen fast durchgehend einen Embryo, der sich in einer größeren Höhlung des Endosperms, etwas verschiebbar, vorfand. Taub waren nur zwei Samen. Die Keimfähigkeit ergaben Versuche mit aus Dublin 1923 bezogenen Samen. Zwar verlief eine vom Garteninspektor Beer am 9. IV. 1924 gemachte Aussaat ergebnislos, die Samen waren ungekeimt verfallen, doch läßt das Aufgehen späterer Aussaaten vermuten, daß bei der ersten ein Kulturfehler unterlaufen sein mußte. Auch haben wir eine aus Samen herangezogene Deszendenz in jener Scheibe der biologischen Gruppen erhalten, welche früher die sterilen Pflanzen mit den verkümmerten Blüten beherbergt hatte. An dieser Sämlingsnachkommenschaft wurden die wesentlichen Beobachtungen und Versuche durchgeführt.

Hier kamen 1924 drei Pflanzen zum Blühen. Zwei mit zwei Blüten, eine mit vier. Die eine zweiblütige Pflanze hatte die Blüten in aufrechter Stellung, auf sehr kurzem Blütenstiel, während normalerweise schon die größeren Knospen auf langem Stiel nach abwärts gebogen sind, wie später die Blüten. Ihr Perianth war etwas kurz, die Antheren ragten vor. Der Fruchtknoten konnte sicher als verkümmert angesprochen werden. Die andere zweiblütige Pflanze hatte ihre Blüten in normaler, nach unten hängender Lage, Perianth und Stamina normal, das Gynaeceum aber besonders im Fruchtknotenteil verkümmert, tief zwischen den Filamenten steckend. Das machte zunächst den Eindruck, als ob wir Pflanzen einer sterilen Rasse in Kultur hätten. Die Folge ergab aber, daß darin nur eine

---

[1] Man könnte bei *Fritillaria tenella* von Parthenokarpie insofern sprechen, als bei dieser schließlich Früchte mit tauben Samen vorliegen. Vgl. S. Nawaschin, »Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*« (Bulletin de l'Académie Impériale de Sc., St. Pétersbourg, 1898). Nach dem Ref. im Bot. Centralbl. 1899, Nr. 21, entwickelten sich die Samen dieser eine Zeitlang ganz normal, d. h. unter Bildung eines normalen Embryos und reichlichen Endosperms, sie »verfielen aber dann einer Desorganisation, indem ihr Inhalt mehr oder minder vollständig resorbiert wurde«. Das Taubwerden der Samen ist hier allerdings erst ein sekundärer Prozeß und da Befruchtung vorausgegangen war, ist eine Einbeziehung des Falles unter die Parthenokarpie besser zu unterlassen oder nur von falscher, vorgetäuschter Parthenokarpie zu sprechen. Auch wird in Nawaschin's Abhandlung erwähnt, daß die Samen in Kiew nicht reifen, was ja vermutlich auch für die Früchte gelten und wohl als Folge des Taubwerdens der Samen erklärlich erscheinen wird.

Hemmungserscheinung vorlag, wie sie bei Erstlingsblühern und speziell Liliifloren häufig auftritt.[1]

Die kräftige, vierblütige Pflanze war schon 1924 auch im Gynaeceum vollkommen funktionsfähig und in den späteren Jahren wiesen die Blüten aller Pflanzen der Scheibe vollkommen funktionstüchtige Staub- und Fruchtblätter auf.

Die Blüten sind, wie auch aus der Literatur hervorgeht,[2] in der Gattung *Fritillaria* ausgesprochen proterogyn. Von der vierblütigen Infloreszenz wurden zwei Blüten gegenseitig bestäubt (26. IV.). Sie ergaben keine Frucht; ihr Fruchtknoten war wohl etwas gewachsen, doch waren am 21. V. schon beide Blüten vertrocknet. Geitonogamie ergibt, wie noch weitere Versuche bestätigten, keine Frucht.

1925 wurde der gleiche Versuch wiederholt. In dem Jahre gab es nur eine Infloreszenz. Ihre Blüten waren alle gut entwickelte Zwitter, die Narben wurden von den Antheren erreicht, so daß Autogamie ermöglicht erschien. Ein Paar Blüten wurden gegenseitig bestäubt; die Fruchtknoten dieser lebten länger als die der übrigen Blüten, aber alle verfielen ohne zu fruchten.

1926 traten sechs Infloreszenzen auf, alle mit vollkommen entwickelten Zwitterblüten. Die Zahl der Blüten war im Minimum fünf (eine), im Maximum neun (eine). Es tritt hervor, daß die Pflanzen nun erstarkt waren. Nur eine Blüte wurde mit dem Pollen der Blüte eines anderen Blütenstandes bestäubt. Obwohl wieder beobachtet wurde, daß die Narben häufig mit den Antheren in Berührung gelangen, also Autogamie ermöglicht wäre, kam nur die künstlich bestäubte Blüte zur Entwicklung einer Frucht.

---

[1] Man vergleiche darüber Abhandlung betreffend *Lilium croceum* Flora (3. [103.] Bd., 1911).

Durch diese Hemmungsbildungen wird zunächst die Unterscheidung der sterilen Rasse von der fertilen erschwert und erst bei weiterem Verfolg der Pflanzen möglich. Gleiche Blüten, wie die oben geschilderten, hat offenbar auch Borbás beobachtet. Bei Loew (Blütenbiologische Floristik, p. 352) heißt es: »Manche Arten (*F. imperialis, atropurpurea* u. a.) haben Neigung zu andromonöcischer Geschlechtsverteilung; so fand Borbás (Just's Jhb. 1885, I, p. 749) von *F. imperialis* Exemplare mit verkürztem Griffel oder verkümmertem Pistill«. Auch in P. Knuth's Handbuch der Blütenbiologie (Bd. III, herausgegeben von Loew, Leipzig 1904) sind p. 124 *Fritillaria*-Arten: *atropurpurea, Sewerzowi, tenella, ruthenica* mit andromonözischer Geschlechtsverteilung erwähnt. Von der zweiten Art wird eine Infloreszenz angeführt, bei der die oberen vier Blüten rein männlich, die übrigen tieferen zwitterig waren. Ähnliches scheint Kerner auch bei *F. imperialis* beobachtet zu haben. In seinem »Pflanzenleben«, Bd. II, p. 296, heißt es, dort wo er eine Übersicht über die Verteilung der Geschlechter in den Blüten gibt: »Die fünfte Gruppe begreift jene Arten, welche an sämtlichen Stöcken neben echten Zwitterblüten auch reine Pollenblüten ausbilden. Beispiele sind der Germer (*Veratrum album*), die Kaiserkrone (*Fritillaria imperialis*)« usw. Das Vorkommen andromonözischer Blütenstände ist aber bei *F. imperialis* gewiß nur eine Ausnahme und die Angabe Kerner's nicht zutreffend. Meine erstarkten Pflanzen der fertilen Rasse besaßen ausschließlich Zwitterblüten (vgl. das Folgende).

[2] Vgl. Kirchner, »Blumen und Insekten«. Leipzig u. Berlin, 1911, p. 249; Loew, »Blütenbiologische Floristik«, Stuttgart 1894, p. 352.

Schon frühzeitig wurde die ständige Vergrößerung des Fruchtknotens wahrgenommen, am 27 V fand ich ihn schon völlig aufgerichtet. Sehr lehrreich war die Sachlage am 17 VI., da alle acht vorhandenen anderen Triebe im oberirdischen Teil schon völlig abgestorben waren, der mit der einen heranreifenden Kapsel aber eine grüne Achse und zum größeren Teil noch grüne Blätter besaß. Hier hat also die einzige vorhandene Frucht das lange Intätigkeitbleiben des oberirdischen Sprosses bedingt und offenbar den Zustrom der Reservestoffe nach der Zwiebel gehemmt und nach oben, der Frucht zu geleitet. Ein zur sterilen Rasse ganz gegensätzliches Verhalten.

Dieser Versuch, zusammengehalten mit den früher gewonnenen Ergebnissen und noch zu erwähnenden, scheint klar aufzuweisen, daß für *Fritillaria imperialis* Xenogamie zum Fruchten nötig ist.

1927 waren viele blühende Pflanzen vorhanden, doch wurden nur zwei Blüten künstlich bestäubt. Die eine mit dem Pollen einer Blüte eines zweiten Individuums, die andere autogam; der Pollen der ersten stäubenden Anthere wurde auf die Narbe der gleichen Blüte übertragen. Die erste Blüte, xenogam bestäubt, ergab eine Frucht, die zweite keine. Doch kamen in dem Jahre in der Scheibe mehrere Früchte zur Ausbildung, da offenbar xenogame Bestäubung durch Insektenbesuch stattgefunden hatte.[1] Im Vorjahre war ein solcher offenbar ausgeblieben, was das Schlagende des Versuchsergebnisses wesentlich steigerte.

Der direkte Versuch, durch Autogamie eine Frucht zu erzielen, versagte also; das Ergebnis war aber schon von vornherein zu erwarten, da ja auch Geitonogamie in zwei schon angeführten Versuchen ergebnislos geblieben war. Und zu diesen zweien gesellt sich noch ein älterer, den ich 1897 ausführte. Es blühte damals im System eine *Fritillaria imperialis* mit wohl ausgebildeten Zwitterblüten.[2] Aus einer und derselben Infloreszenz wurden am 27 IV. und wieder am 29. IV je ein Paar Blüten vice versa bestäubt. Am 11. V notierte ich, daß alle, also die vier bestäubten wie die unbestäubt gelassenen, ohne Frucht anzusetzen, vertrockneten.

Es geht daraus also wohl hervor, daß bei der fertilen Rasse von *Fritillaria imperialis* weder Autogamie noch Geitonogamie zur Fruchtbildung führt und nur Xenogamie sie vermittelt.

In der Literatur finden sich mehrfach Angaben für Autogamie bei *Fritillaria*. So bei Loew;[3] unter der Rubrik »Insektenbestäu-

---

[1] Als Hauptbestäuber dürfte die Honigbiene tätig sein. Bei P. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie (Bd. II, Leipzig 1899) wird außerdem als von Loew beobachtet noch *Anthophora pilipes* und *Bombus hortorum* angeführt.

[2] Es wurde durch Prüfung eines Fruchtknotens festgestellt, daß im Embryosack das Achtkernstadium erreicht und nicht etwa beim Vierkernstadium, wie bei der sterilen Rasse, haltgemacht wird.

[3] »Einführung in die Blütenbiologie«, Berlin 1895, und Kirchner, a. a. O., p. 250.

bung zur Selbstbefruchtung nicht nötig«, ist p. 148 *Fritillaria* angeführt. In Loew's »Blütenbiologischer Floristik«[1] heißt es auf p. 352 »Autogamie erfolgt bei mehreren *Fritillaria*-Arten im zweiten Blütenstadium durch Anlegen der Antheren an die Narbe (Kerner)«.

Gerade für *Fritillaria imperialis* schildert Kerner in seinem »Pflanzenleben«[2] die Verhältnisse eingehender. Die Stelle sei wörtlich wiedergegeben. »Bei der Kaiserkrone gelangt nur der Pollen der drei längeren Pollenblätter auf die zuständige Narbe. Bei dieser Pflanze sind nämlich von den sechs Pollenblättern drei länger und drei kürzer; nur die Antheren der drei längeren liegen der dreizackigen Narbe an, und diese öffnen sich auch um einen Tag später als jene, welche den drei kürzeren Pollenblättern angehören. Mit dem Öffnen ist ein Schrumpfen und mit dem Schrumpfen eine Verkürzung der Antheren von 20 auf 10 *mm* verbunden, und es wird hier seltsamerweise der entbundene Pollen bei dem Verschrumpfen und Verkürzen der Antheren durch die Ränder der anliegenden Narben förmlich abgeschabt«.

Es ist wohl sicher, daß die Angaben über Autogamie auf die Beobachtung hin erfolgten, daß die Narben mit den Antheren in Berührung kommen, wie Kerner es eingehend beschrieb und was voranstehend auch von mir hervorgehoben wurde. In keinem Falle scheint aber durch Versuche eine so tatsächlich zustande gekommene Befruchtung sichergestellt worden zu sein.

Hingegen widerlegen meine hier mitgeteilten Versuche und Beobachtungen mit und an der fertilen Rasse von *Fritillaria imperialis* für diese nicht nur die Wirksamkeit von Autogamie, sondern auch die Unwirksamkeit von Geitonogamie und, wie schon erwähnt, die Notwendigkeit von Xenogamie. *Fritillaria imperialis* ist selbststeril.

Die Verhältnisse bei der fertilen Rasse von *Fritillaria imperialis* stimmen allem nach ganz überein mit denen, die Focke bei *Lilium bulbiferum* nachgewiesen hat. Ich zitiere nach Jost,[3] p. 95: »Auf die Selbststerilität von *Lilium bulbiferum* hat Focke (1890, 1893) aufmerksam gemacht; nach seinen Angaben ist sie hier eine sehr weitgehende, denn sie tritt nicht nur bei streng autogamer Bestäubung zutage, sondern auch nach jeder Art von Geitonogamie: alle Stöcke, die rein vegetativ voneinander abstammen (die ganze durch Brutzwiebeln entstandene Deszendenz eines Stockes) sind untereinander steril. Umgekehrt sind Samenpflanzen, selbst wenn sie Geschwister sind, also aus einer Kapsel stammen, untereinander völlig fertil«. Oberirdische Brutzwiebeln besitzt *Fritillaria imperialis* nicht, und Brutzwiebeln an der Mutterzwiebel entstehen bei der fertilen Rasse wohl nur in beschränkter Zahl. Ob auch zwischen Blüten solcher Deszendenten Sterilität herrscht, wäre zu

---

[1] Stuttgart 1894.

[2] Bibliographisches Institut, Leipzig u. Wien, II., 1891, p. 330.

[3] L. Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg., 1907.

untersuchen; es ist sehr wahrscheinlich, daß sich auch diesbezüglich Übereinstimmung mit *Lilium bulbiferum* ergeben würde.

Die Selbststerilität wird wohl auch bei *Fritillaria imperialis* auf Hemmungen beruhen, die das Wachstum der Pollenschläuche auf der Narbe erfährt, wenn Pollenkörner aus der gleichen Blüte (oder aus Blüten der gleichen Pflanze) zur Bestäubung verwendet werden. Das Erreichen des Fruchtknotens ist durch diese Hemmung verhindert. Das ist ja für *Lilium bulbiferum* durch Jost[1] und mehrfach auch für andere Fälle nachgewiesen.[2] Übereinstimmend werden dafür Hemmungsstoffe verantwortlich gemacht.[3]

Meine Untersuchungen haben ergeben, daß es von *Fritillaria imperialis* mindestens zwei verschiedene Rassen gibt. Die eine ist steril, und zwar wegen Vorwiegens der Tendenz zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Die Assimilate wandern hauptsächlich den Zwiebeln zu, die Blüten werden im verschiedenen Grade verkümmert ausgebildet, auch im besten Falle gelangen in den Samenanlagen die Differenzierungsvorgänge nicht bis zur Ausbildung von Eizellen. Diese Rasse kommt nie zur Fruchtbildung.[4]

Die zweite Rasse ist sexuell funktionstüchtig, doch werden Früchte nur bei Xenogamie erzeugt, Autogamie und Geitonogamie versagen, sie ist ausgesprochen selbststeril.

Falls sich die Angaben Gärtner's über Parthenokarpie bei *Fritillaria imperialis* bestätigen würden (einigen Zweifel darüber habe ich schon ausgesprochen) hätten wir noch eine dritte Rasse der Art.

Weiters scheint mir im Bereiche der Möglichkeit zu sein, daß eine Rasse besteht, die sich durch Ausbildung andromonözischer Blütenstände auszeichnet; darauf weist vielleicht die Angabe Kerner's hin, der allgemein *F. imperialis* solche Infloreszenzen zugeschrieben hat (vgl. p. 752). Das wäre dann ein Bindeglied, das

---

[1] A. a. O., p. 113.

[2] Vgl. E. Lowig, »Beiträge zu Sterilitätsfragen«. Flora, 123 (23.), Band 1928, p. 72.

[3] Jost, a. a. O., p. 114; Correns C., »Selbststerilität und Individualstoffe Festschr. d. Mediz.-nat. Ges.; 84. Vers. Deutscher Naturforscher und Ärzte, 1911. Münster i. W.

[4] 1897 wurde versucht, die Entwicklung einer Kapsel dadurch zu erzielen, daß der blühende Trieb an der Basis von der Zwiebel abgetrennt und in ein Wasserglas gesteckt wurde; also durch den gleichen Vorgang, den Lindemuth bei *Lilium candidum* und *Lachenalia luteola* angewendet hat. Der am 19. IV. abgeschnittene Trieb besaß zwei, stark auch im Perianth verkümmerte Blüten und sechs wesentlich normal aussehende. Zwei Blüten waren wechselseitig bestäubt worden. Schon am 23. IV. wurde festgestellt, daß die Laubblätter an den Spitzen und auch die Blüten zu vertrocknen begannen. Damals war mir die bei *F. imperialis* nötige Xenogamie noch nicht bekannt. Fruchtbildung könnte am einzelnen abgeschnittenen Sproß der sterilen Rasse nie erreicht werden. Möglich erschiene es, daß durch die Abtrennung von der Zwiebel die Vorgänge im Embryosack über das sonst herrschende vierkernige Grenzstadium (vgl. Textfig.) hinaus, bis zur Differenzierung des Eiapparates, geführt werden könnten. Eine Untersuchung daraufhin unterblieb, wäre aber bei dem rasch eingetretenen Verfall der Fruchtknoten wahrscheinlich negativ ausgefallen.

sich zwischen die absolut sterile Rasse und die durchaus fertile einschalten würde. Die männlichen Blüten derartiger Infloreszenzen würden ja sicher ein verkümmertes Gynaeceum nachweisen lassen, während die übrigen ein funktionsfähiges hätten. Es lägen in dieser Rasse erst beschränkt die Verhältnisse vor, die bei der absolut sterilen das Gynaeceum zum völligen Versagen gebracht haben.

Für das Bestehen verschiedener, weitgehende Unterschiede in den Fertilitätsverhältnissen aufweisender Rassen bei einer und derselben Pflanzenart, tritt auch Jost[1] ein. Während Focke *Hemerocallis flava* als typisch selbststerile Pflanze erklärte, hat Jost bei zwei Sätzen von Pflanzen dieser Art keine so ausgesprochene Selbststerilität nachweisen können. Er bemerkt aber ausdrücklich, daß er an der Richtigkeit von Focke's Befunden nicht zweifle und führt die Divergenzen auf Rassenverschiedenheiten zurück.

Es hat sich ja auch für *Lilium candidum* ergeben, daß solche Rassenverschiedenheiten bestehen. Vorherrschend ist wohl jene Rasse vertreten, die im Boden sitzend, keine Früchte bringt und von der erst an dem von der Zwiebel abgetrennten Sproß Kapseln gewonnen werden können. Mottier[2] aber berichtet, daß frei im Botanischen Garten zu Bonn stehende Pflanzen Früchte mit gutem Samen zur Reife brachten. Dem entspricht auch, daß ich in der Tauschliste eines Botanischen Gartens 1924 Samen von *Lilium candidum* angeboten fand.

Zusammenfassung.

Anomalien der Blüten bei der Kaiserkrone, die in der Literatur schon öfters erwähnt sind, werden bildlich vorgeführt, einer genaueren Analyse unterworfen und ursächlich als Erzeugnisse einer Rasse erklärt, in der die ungeschlechtliche Fortpflanzung über die sexuelle siegt. Die Assimilate werden hauptsächlich der Zwiebel zugeführt, der Blütensproß, wenn einer überhaupt gebildet wird, erhält an solchen zu wenig und darum verkümmern mehr oder weniger die Blüten.

Das Verkümmern betrifft besonders die Fruchtblätter, wohl auch das Perianth, fast gar nicht oder jedenfalls nur wenig die Staubblätter. In den extremen Fällen, wenn das Perianth zu kleinen weißen Schuppen geworden ist, trifft man auch vom Gynaeceum nur einen kümmerlichen Rest. Stufenweise finden sich dann Übergänge bis zu äußerlich fast normal erscheinenden Blüten. Die Untersuchung der Fruchtknoten erwies aber, daß wohl die Anlage und Entwicklung der Samenknospen bis zu einem

---

[1] A. a. O., p. 96.

[2] D. M. Mottier, »Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung.« Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31, 1898, p. 150.

Grenzpunkt, dem vierkernigen Embryosack, normal verlaufen kann, es aber nie zur Differenzierung von Eizellen kommt. Fruchtbildung und Samenerzeugung fallen aus, es ist eine sexuell sterile Rasse.

Eine zweite Rasse hingegen, sexuell fertil, bildet Zwitterblüten mit wohlausgebildeten Geschlechtsblättern. Die Versuche erwiesen jedoch, daß die in der Literatur vorhandenen Angaben über Autogamie nicht zutreffen und jedenfalls nie experimentell erwiesen wurden. Autogamie und auch Geitonogamie versagen und nur Xenogamie führt zur Frucht. *Fritillaria imperialis* ist ausgeprägt selbststeril. Eine einzige xenogam zustande gekommene Fruchtanlage bewirkt, daß der betreffende Sproß bis zur Kapselreife die Aktivität behält, die Assimilate nach oben der Frucht zuleitet, während nicht fruchtende Triebe mit den oberirdischen Teilen schon lange verfallen sind und die Assimilate der Zwiebel zugeführt haben.

Sämlinge dieser fertilen Rasse können beim ersten Blühen nur verkümmerte Gynaeceen aufweisen und nur männlich erscheinen. Solche Blüten sind Hemmungsbildungen und als Erstlingsblüten bei Liliifloren verbreitet. Es läßt sich zunächst nicht entscheiden, ob es bei *Fritillaria* nicht der sterilen Rasse angehörige Pflanzen sind; erst mit dem Erstarken bilden sie nur wohlausgestaltete Zwitterblüten.

Die Möglichkeit, daß bei *Fritillaria imperialis* außer diesen beiden Rassen noch andere bestehen, wird zugegeben. So ist für *Fritillaria imperialis* auch das Vorkommen von Parthenokarpie verzeichnet. Obgleich die Angaben von C. F. Gärtner stammen, ist einiger Zweifel vielleicht berechtigt. Jedenfalls fehlen genaue Belege. Schließlich erscheint es auch möglich, daß eine Rasse vorhanden wäre, die sich durch Ausbildung andromonözischer Blütenstände auszeichnete. Solche schrieb Kerner *Fritillaria imperialis* allgemein zu. Dies stimmt aber nicht mit den Ergebnissen überein, die mit der fertilen Rasse gewonnen wurden, die ausschließlich Zwitterblüten hatte. Die Angaben Kerner's könnten aber als Hinweis auf das Bestehen einer weiteren Rasse mit konstant andromonözischen Blütenständen gewertet werden, die als ein Übergangsglied von der absolut sterilen Rasse zur vollkommen fertilen verständlich erschiene.

Für das Bestehen von Rassen, beruhend auf Unterschieden in den Fertilitätsverhältnissen, liegen ja mehrfach Beispiele vor.


2